植物分类学报 38(1):53~59(2000)
Acta Phytotaxonomica Sinica

黄花蔺的繁育系统研究*

宋志平 郭友好** 黄双全
(武汉大学生命科学学院 武汉 430072)

Studies on the breeding system of *Limnocharis flava* (Butomaceae)

SONG Zhi-Ping GUO You-Hao HUANG Shuang-Quan
(*College of Life Sciences*, *Wuhan University*, Wuhan 430072)

Abstract *Limnocharis flava* (Linn.) Buch. normally produced 2 ~ 13 bisexual flowers in a cincinnus (scorpioid cyme). The anthesis of each flower lasted 5 ~ 13 hours. In natural populations, two species of beetles were observed visiting the flowers in bloom. Several whorls of staminodes outside of the stamens limited the pollen to disperse outward, and made the pollen deposit only on the stigma of the same flower. After the perianth closed, the inner perianth changed into liquid which created a suitable environment for pollen germination. The pollen-ovule ratio, which ranged from 650 to 1120(930 ± 180) reflects an economical self-pollination system. As the fruits maturied, the inflorescence fell to ground or mud, and the vegetative buds (i.e. vegetative components), developed at the apex of the inflorescence, grew into new vegetative shoots. One mother plant usually could produce 6 ~ 20 new vegetative shoots in a life cycle. One fruit of *L. flava* contained 470 ~ 640 seeds, with an average seed-set rate of about 80%. The seeds of *Limnocharis flava* could disperse a long distance and occupy new suitable habitats to establish new populations. The vegetative buds, however, predominantly could only spread to nearby places and thus enlarge the size of the population. Results from some artificial treatments, such as emasculating and netting, emasculating and bagging, hand-pollinating, netting, and bagging, indicate that *L. flava* is selfing in general but also cross-compatible. Based on the above results, it is considered that the breeding system of *L. flava* is predominantly selfing, but mixed with outcrossing, and the likely evolutionary tendency is from outcrossing to selfing.

Key words *Limnocharis flava* (Linn.) Buch.; Breeding system; Self-pollination; Evolution

摘要 黄花蔺 *Limnocharis flava*(Linn.)Buch.的蝎尾状聚伞花序上通常产生两性花2~13朵,单花花期5~13 h。自然居群中观察到,花开放后有两种甲虫访花,但外围数轮无花药的退化雄蕊限制了花粉向外散布,内轮雄蕊上花药开裂后花粉直接落在自花的柱头上。花被片闭合后内轮花被片萎蔫成液体,促进了花粉在柱头上萌发。花粉与胚珠的比值为930±180(650~1120),属于较经济的自花传粉类型。果实成熟后花序倒伏,其顶端产生的营养芽萌发形成新的营养苗。一个基株一年内可产生6~20个营养苗。黄花蔺自花传粉结实率达80%,每果实产生种子470~640枚。黄花蔺近距离扩散以营养繁殖形成的新植株完成,长距离扩散或占领新生境以及抵抗干旱则依靠种子。人工去雄、套袋及授粉实验表明,黄花蔺的繁育系统是以自交为主的混合交配类型,并可能是由异交向自交演化的。

关键词 黄花蔺; 繁育系统; 自花传粉; 演化

---

* 国家自然科学基金资助项目(NSFC, No. 39570054)。
** 通讯联系人。
1998-07-30 收稿,1999-03-29 收修改稿。

繁育系统是植物内部的遗传机制和外部环境相互作用的一种表现形式,在决定植物的进化路线和表征变异上起着重要作用(Grant,1981)。尽管物种趋向于异交的演化在被子植物中具有普遍意义,并一直受到极大的关注,但是程度不同的自交现象在各类群两性花植物中仍广泛存在,甚至不乏从专性异交向自交演化的例证(Guo,1994; Faegri & Pijl, 1979; Stebbins,1970; Fryxell,1957)。这一现象在水生被子植物中亦频繁发生(Barrett, 1988)。黄花蔺 *Limnocharis flava* (Linn.) Buch.隶属于花蔺科 Butomaceae 黄花蔺属 *Limnocharis*(共有两种),是一种挺水两性花植物,分布于中国云南南部、海南岛及东南亚和美洲暖温带地区(Cook 1990 translated by Wang W Q *et al*.,1993; Sun,1992)。Cook(1990) 认为黄花蔺是虫媒传粉的,但笔者在云南等地考察中观察到的现象并非如此。黄花蔺不同地方居群在繁育系统上表现出的差异是否体现了其繁育系统的演化值得探讨。黄花蔺花部发育和解剖学已有一定的研究基础(Satter & Singh,1977; Wilder,1974; Kaul,1967),本文结合对其野外自然居群和栽培材料的研究,旨在确定黄花蔺的繁育系统类型,探讨繁育系统可能的演化式样。

1 材料和方法

1.1 观察样地

1996~1997年对分布于云南省西双版纳自治州境内的景洪县大勐龙(21°34′N,100°41′E)、小街(21°22′N,100°43′E)、十分场(21°52′N,100°47′E)和勐腊县勐捧(21°28′N,10°17′E)等地的黄花蔺居群进行了野外观察和实验,并分别取活材料移植于武汉大学水生植物栽培实验区供观察实验。

1.2 性表达状态观察

在自然居群中随机布 20×25 m^2 样方,统计花序密度和花密度。随机取正开放的花30朵直接测量花被片长度、花口径、雄蕊群、雌蕊群等各部分长度。

1.3 花粉量与胚珠比(P/O)测定

取刚开放而花药尚未开裂的花20朵固定于FAA中,带回实验室,取单花的全部花药用HCl水解药壁法去药壁,制成50 ml花粉粒悬浮液,用吸管取5 μl悬浮液在显微镜下统计花粉量,计算单花花粉总量。重复10次,求得平均每朵花总花粉量。接着取心皮在体视显微镜下用解剖针划开心皮,计数单个心皮中胚珠数,20朵花每朵重复5次,所得平均数乘以单花平均心皮数,得单花总胚珠数。用单花花粉量除以单花总胚珠数, 即为P/O比。

1.4 花粉活力检测

选取单花不同时期的花粉分别在0, 1%, 2.5%, 5%, 10% 的蔗糖浓度液体中作花粉萌发对比实验,确定体外花粉萌发的适宜条件(2.5%),然后在此条件下作花粉萌发实验,每时期重复一次,统计花粉萌发率。

1.5 传粉媒介和繁育系统检测

在自然居群选定样株,采用重力玻片法根据风向在距样株 10 cm, 20 cm, 40 cm, 70 cm, 100 cm, 130 cm, 160 cm, 200 cm 处分别布设涂有凡士林的玻片各5片,重复5个样株,以检测风因子作用下的花粉流情况。观察、记录昆虫访花频率并捕捉访花昆虫带回实

验室，用体视显微镜和扫描电镜检查其携粉情况。在野外对花分别进行如下处理：去雄、去雄人工授粉、去雄套袋、去雄套网、套袋、套网、去瓣和用注射器抽取花被闭合后形成的液体等。各处理均采取部分花朵固定于FAA中，利用扫描电镜和荧光显微镜检测花粉置落柱头、萌发及花粉管生长情况，确定花粉流及繁育系统类型。剩下的各处理继续作标记，待果实成熟后分别收集种子并统计结实率（=单个果实的种子量/单花胚珠数）。

2 观察结果

2.1 性表达(sex-expression)

2.1.1 花部形态特征

黄花蔺花葶挺立，长30～130 cm，基部稍扁，上部三棱形。蝎尾状聚伞花序(Cininnus)有花2～13朵；花梗三棱形，长4～9 cm。花三角形至圆形，口径1.8～4.5 cm；外轮花被片圆形至椭圆形，绿色，宿存；内轮花被片卵形至三棱形，下部鲜黄色，上部淡黄色多波状纵褶，花后期闭合萎蔫成液体状。雄蕊多数，轮状排列；花丝由内至外渐长，由三角形渐至条形；花药圆棒形，由内至外渐小；最外数轮无花药，仅剩花丝，为退化雄蕊(staminode)，包裹着所有正常雄蕊使花药几乎不外显。由14～16枚半月形心皮组成的雌蕊群呈球形，黄绿色；花柱极短近无，头状柱头淡黄色，完全被雄蕊群包裹，尤其是内轮雄蕊上的花药几乎贴着柱头(图版Ⅰ：1，2)。花部形态特征参数见表1。

表1 黄花蔺花部形态特征

Table 1 Floral parameters of *Limnocharis flava*

参 数 Parameters	平均值 Mean	标准差 Standard error	取样量 Sample size
花序密度 Density of inflorescence (支/m^2)	12.34	7.24	14
外轮花被片长度 Length of outside perianth(mm)	17.53	1.30	90
内轮花被片长度 Length of inside perianth(mm)	19.27	2.61	90
花口径 Diameter of flower(mm)	27.75	4.08	30
正常雄蕊数 Number of stamen	44.20	1.87	30
正常雄蕊长度 Length of stamen(mm)	7.00	1.86	30
花药长 Length of anther(mm)	1.21	0.35	90
退化雄蕊数 Number of staminode	76.40	5.87	30
退化雄蕊长度 Length of staminode(mm)	9.52	1.65	90
花粉大小 Pollen size(μm)	22.27	1.68	90
雌蕊数目 Number of pistil	15.00	0.89	30
花柱长度 Length of style(mm)	<1		30

2.1.2 花期和花粉活力

黄花蔺花果期3～11月。单花期5～13 h，果实发育成熟需10～15天。花瓣展开和花药开裂时间与天气有关。通常情况(晴天，日温25℃以上)，花被片一般9:00左右展开，16:00左右关闭；花药开裂时间大约为9:40～11:00。当气温变低或阴雨天，花开放时间会推迟至10:00～13:00，关闭时间相应延迟至22:00之后；花药开裂时间亦延迟至16:00

~22:00。花粉萌发实验的结果见图1。从花被片展开前2小时至花被片关闭后4小时为花粉成活期,以花被片关闭前后2小时活力最高(萌发率达75%)。

2.1.3 P/O比

黄花蔺正常雄蕊的花药平均含花粉量为14,500±3,000粒,平均每朵花花粉量为640,000±1,300粒;平均每朵花胚珠数690±92枚;平均P/O比为930±180。

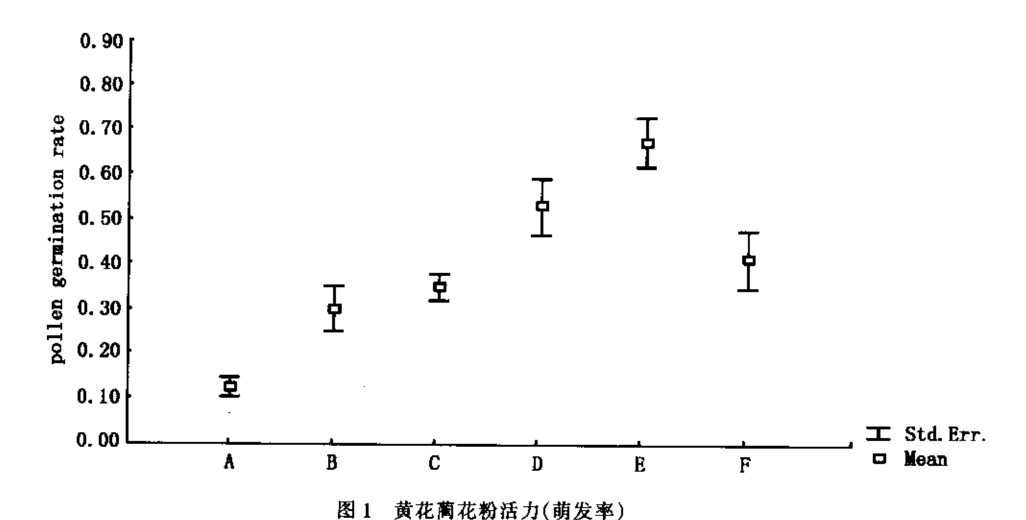


图1 黄花蔺花粉活力(萌发率)
A. 开花前2 h; B. 开花时; C. 开花后2 h; D. 开花后4 h; E. 花被闭合; F. 闭合后2 h。
Fig. 1 Pollen germination rate of *Limnocharis flava*
A. 2 h before blossom; B. Blossoming; C. 2 h after blossom; D. 4 h after blossom; E. Closing; F. 2 h after closed.

2.2 传粉机制

2.2.1 风媒传粉和虫媒传粉的排除

布设的所有玻片在显微镜下均没有检测到黄花蔺花粉,从而排除了风媒传粉的可能性。野外观察到访问黄花蔺的昆虫是鳃角金龟子(Melolonthidae)和黄守瓜(Chrysomelidae)两种甲虫。从访花行为看,二者只是取食黄花蔺的内轮花被片(图版Ⅰ: 3, 4),而且,用体视显微镜和扫描电镜检测捕捉到的访花昆虫虫体时,没有观察到昆虫携带有黄花蔺的花粉,从而排除了虫媒传粉的可能性。黄花蔺的花中由于退化雄蕊的包裹作用,花药几乎不能外露(图版Ⅰ: 1, 2),以致即使有昆虫访花或风力作用也难以使花粉散播,限制了通过风媒和虫媒的传粉作用。

2.2.2 自花授粉

黄花蔺花药开裂时间为花被展开后1~4 h。由于雄蕊紧贴着柱头(图版Ⅰ: 2),一部分花粉在花药开裂后即可置落在柱头上(图版Ⅰ: 5, 6),但因花被片闭合前柱头表面较干燥,不具备萌发条件,花粉不能立即萌发。内轮花被片关闭后迅速萎蔫成液体(约1 h内),一方面促使更多花粉置落在柱头上;另一方面为花粉在柱头上萌发提供了适宜的液体环境,提高生殖成功。除去内轮花被片和抽取花内液体等处理均使结实率明显下降(表2),花粉活力在花被片闭合后达到最高(图1)也间接证明了这一点(图版Ⅰ: 7, 8, 9, 10)。

表2　黄花蔺不同处理下的结实率
Table 2　Seed-set of *Limnocharis flava* under different treatments

	自然结实 Open pollinated	套袋 Bagged	套网 Netted	去雄套袋 Emasculated and bagged	去雄套网 Emasculated and netted	去雄人工授粉 Emasculated and hand-pollinated	去内轮花被片* Inside perianth excised	抽取花中液体* Liquid absorbed from flower
种子量 Number of seed	560.4 ±54.2	551.0 ±78.7	552.2 ±49.1	0	0	254.8 ±23.2	140.0 ±64.0	163.0 ±59.0
结实率 Seed-set (%)	81.2 ±7.8	79.9 ±11.4	80.0 ±7.1	0	0	36.9 ±3.4	20.3 ±6.3	23.4 ±7.4

± 表示标准差；* 取样量5，其余取样数均为20。
± indicates standard error; * the sample sizes are 5, others are 20.

2.3　繁育系统

黄花蔺兼具无性繁殖和有性繁殖两种繁殖策略。在花序上各花开放后种子成熟前，黄花蔺花序顶端形成营养芽。果实(2～13枚)成熟，营养芽发育(图版Ⅰ:11)，花序重量增大(可达25～130g)，使得花序倒伏于泥土或水面上。随后营养芽基部长出根来定植于泥土中，营养芽进一步发育成新的植株，从而完成营养繁殖。大约一个月左右，新植株即可达到生理成熟、开花结果，并形成更新的植株，以此方式向周围适宜生境扩展。在此过程中，花序轴存活相当长时间，输送营养(图版Ⅰ:12)。一基株一年中可产生6～20个植株。

黄花蔺有性繁殖为自花传粉、授精、结实。繁育系统检测各处理中的结实率见表2。在去雄而不作其它处理中结实率为0，排除了孤雌生殖的可能性。去雄人工授粉，结实率为36.9±3.4%，说明黄花蔺异花授粉是可育的。套袋、套网等处理中结实率与自然状态下结实率没有差异，均在80%左右，表明黄花蔺有性生殖是自花传粉结实。果实成熟后脱落、开裂，以心皮为单位散落水中或泥土表面，有水时漂浮在水面上，可随水漂流。随后，果皮沿腹缝线开裂，部分种子散落，大多数仍留在果皮内。每果实含有种子470～640枚。果实脱落后一月内，种子在条件(主要是水因子)适宜时即可萌发。自然状态下种子萌发率可达70%，尤其以包裹在果皮内的种子的萌发率高。

在自然居群中，实生苗与营养体的比约为3:1(1996年5月和1997年4月对7个居群的统计结果)。

3　讨论与结论

3.1　黄花蔺的繁殖特性

黄花蔺结实率和种子萌发率均较高，自然居群中的个体主要来自实生苗，表明其繁殖方式以有性繁殖为主。在对其生活史的考察中发现，在适宜的浅水环境(水位10～30 cm)中，黄花蔺营养繁殖和有性结实均大量发生，但散布在母株近处的种子当年对居群个体数量的增加贡献较小，其原因可能在于实生苗生存空间为母株的克隆生长所侵占，以及水位不适(超过10 cm)，使幼苗几乎不能成活。野外曾观察到季节性池塘中纯的黄花蔺实生苗现象，则说明黄花蔺有性繁殖可以实现远距离扩散(因为种子大量发生且能随水漂流，

萌发率较高),能迅速占据一度出现的适宜生境,或是抵抗干旱,或适应季节性生境。无性繁殖则可使黄花蔺实现近距离扩散。

3.2 黄花蔺的开花行为与有性生殖成功的关系

黄花蔺有性繁殖为自花传粉,不属于极端的闭花受精。在花期中,花被片展开,花药开裂,花粉置落柱头以及花被片闭合均依次序发生,这种次序性对于传粉受精、生殖成功是重要的。一方面,黄花蔺花被片展开,花药外露,光照升温使其药壁失水开裂,花粉因此得以置落在柱头上,而在阴雨天或气温较低时,花药较少开裂或不开裂;另一方面,花被片闭合,内轮花被连同花丝一起萎蔫成液体,在使花粉更多地置落柱头的同时,为花粉萌发营造了湿润环境,提高花粉萌发率,进而促进了生殖成功(见表2)。

黄花蔺雄蕊群是离心发育,由内向外花药逐渐退化(Satter & Singh, 1977)(图版Ⅰ:2)。从生殖成功角度看,在保证有性生殖成功的前提下,内轮雄蕊有效,外轮雄蕊退化,减少了不必要的资源浪费(Barrett *et al*., 1993)。

3.3 黄花蔺花部综合特征与繁育系统的关系

黄花蔺自花传粉式样不同于长喙毛茛泽泻 *Ranalisma rostratum* Stapf.等一些植物中花前授粉的闭花授精(Wang *et al*., 1993),可看作另一种形式的拟闭花受精(pseudo-cleistogamy)。黄花蔺 P/O 比为 650~1120,按照 Cruden(1977)的划分,黄花蔺的繁育系统属于较经济的自花授粉类型。我们利用植物等位酶技术所获得的黄花蔺遗传多样性资料(待发表,即:多态位点的平均等位基因数 A=1.30,多态位点百分数 P=32%,平均每个位点的预期杂合度 $H_e=0.076$,基因分化系数 $G_{st}=0.391$,显示该种属于自交或自交加异交类型)也显示了这一点。这一研究结果与 Cook(1988)认为黄花蔺为虫媒传粉的观点相异。植物生长在不同的地方可能表现出不同的繁育系统类型。在繁育系统的演化中,与之相适应的一个重要特点是花部特征及花生物学特性的协调进化(Guo,1994; Faegri & Pijl,1979)。黄花蔺仍保留一定的异交花部综合特征,如花形较大、花瓣具吸引昆虫的鲜黄色,此外,存在着退化雄蕊以及异花授粉亲和,结合 Ornduff(1969)列举的异交与自交植物种间常表现出的区别特征,显示出黄花蔺可能是由虫媒传粉向自花传粉演化。我们考察的黄花蔺居群是其分布区边缘的一部分,如果确实存在虫媒传粉居群,则更表明这种趋势,因为黄花蔺中自交、异交花部综合特征并存,但更倾向于自交。这种趋势可能是其长期与环境相适应的结果,体现了自交之利(节约资源、适应稳定环境)与环境(均一水体)选择压力相一致(Barrett *et al*.,1993; Barrett, 1988; Tomlinson, 1982)。由于水体的间断性或生境相对隔离的环境压力,促使黄花蔺在其繁育系统的演化进程中,可能发生了由异交向自交的演化,以保持物种繁衍。这一演化趋势有必要从世界范围进行深入探讨。

参 考 文 献

Barrett S C H, 1988. Evolution of breeding systems in *Eichhornia* (Pontederiaceae): A review. Ann Miss Bot Gard, 75(3): 741~760

Barrett S C H, Eckert C G, Husband B C, 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations. Aqua Bot, 44: 108~145

Cook C D K (1990), translated by Wang W-Q, You J, Wang J-B(王薇勤, 游浚, 王建波译), 1993. Aquatic Plant Book. Wuhan: Wuhan University Press. 152~155

Cruden R W, 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. Evolution, 31: 32 ~ 46

Faegri K, Pijl V D L , 1979. The Principles of Pollination Ecology. 3rd ed. Oxford: Pergamon Press. 151 ~ 154

Fryxell P A, 1957. Model of reproduction in higher plants. Bot Rev, 23: 135 ~ 233

Grant V, 1981. Plant Speciation. 2rd ed. New York: Columbia Univ Press

Guo Y-H(郭友好), 1994. Pollination biology and plant evolution. In: Chen J-K(陈家宽), Yang J(杨继) eds. Plant Evolutionary Biology. Wuhan: Wuhan University Press. 232 ~ 280

Kaul R B, 1967. Ontogeny and anatomy of the flower of *Limnocharis flava* (Butomaceae). Am J Bot, 54(10): 1223 ~ 1230

Ornduff R, 1969. Reproductive biology in relation to systematics. Taxon, 18: 121 ~ 133

Satter R, Singh V, 1977. Floral organogenesis of *Limnocharis flava*. Can J Bot, 55: 1076 ~ 1086

Stebbins G L, 1970. Adaptive radiation in angiosperms, Ⅰ. Pollination mechanisms. Ann Rev Ecol Syst, 1: 307 ~ 326

Sun X-Z(孙祥钟), 1992. Butomaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Tomus 8. Beijing: Science Press. 146 ~ 151

Tomlinson P B, 1982. Anatomy of the Monocotyledons Ⅶ. Helobiae (Alismatidae). Oxford: Clarendon Press. 90 ~ 125

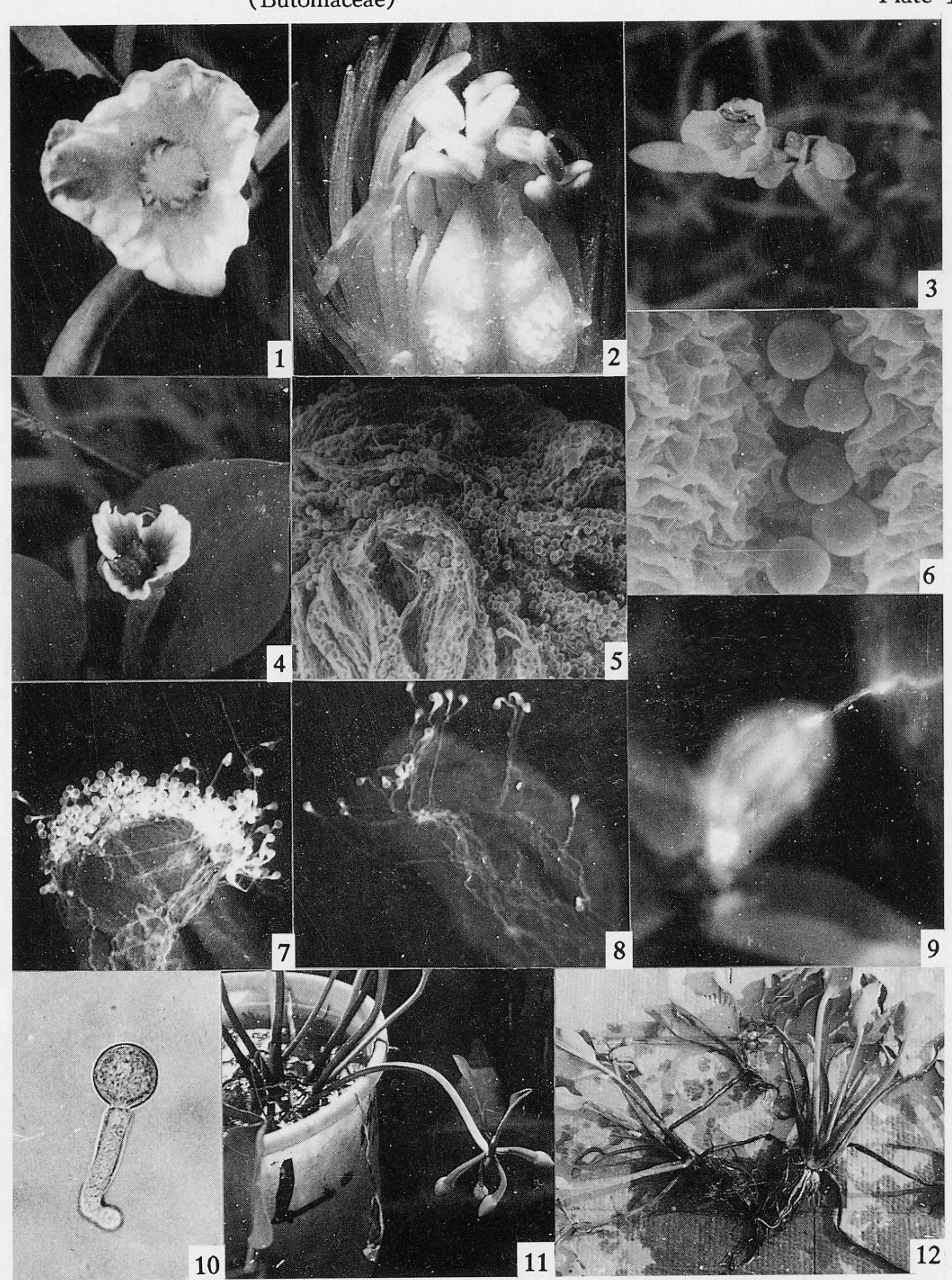
Wang J-B, Wang X-F(汪小凡), Chen J-K *et al.*, 1993. A preliminary study on reproductive traits of *Ranalisma rostratum*. J Wuhan Univ (Nat Sci Edi)(武汉大学学报,自然科学版), 39(6): 130 ~ 132

Wilder G J, 1974. Symmetry and development of *Butomus umbellatus* (Butomaceae) and *Limnocharis flava* (Limnocharitaceae). Am J Bot, 61(4): 379 ~ 394

图版说明 Explanation of plate

图版Ⅰ 1. 示花形态; 2. 示雄蕊形态; 3,4. 甲虫访花; 5,6. 示柱头形态和花粉置落在柱头上[×40, ×400(扫描电镜照片)]; 7 ~ 9 为荧光显微镜照片 7. 示花粉在柱头上萌发 (×40), 8. 示花粉管在花柱中生长 (×40), 9. 示花粉管到达胚珠 (×120); 10. 示花粉粒体外萌发 (×300); 11. 示花序顶端形成营养芽; 12. 营养繁殖, 示基株与构件之间的联系。

Plate Ⅰ 1. Flower of *Limnocharis flava*; 2. Staminodes and stamens; 3, 4. Visiting beetles in the flower of *Limnocharis flava*; 5, 6. Pollen on stigmas [×40, ×400 respectively(under SEM)]; 7. Pollen germination on stigmas (×40); 8. Pollen tube development in a style (×40); 9. Pollen tube reaching an ovule (×120); 10. Pollen germination under control (×300); 11. Vegetative bud at the apex of inflorescence; 12. Vegetative individuals connected with mother plant by inflorescence axis.



See explanation at the end of text